Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wurzeln der Cycadaceae, Ginkgoaceae, Taxaceae

mit Rücksicht auf ihre Systematik.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät

der

Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von

Kurt Göhre

aus Crossen a. E.

Göttingen 1914.

Druck der Dieterichschen Univ.-Buchdruckerei
(W. Fr. Kaestner).

Als Dissertation angenommen
von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung
der philosophischen Fakultät.

Referent: Herr Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. Berthold.

Tag der mündlichen Prüfung: 6. Mai 1914.

Meinen Eltern.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit stellt die Ergänzung dar zu den „Studien zur vergleichenden Anatomie und Morphologie der Koniferenwurzeln mit Rücksicht auf die Systematik“ von W. Noelle[1]) und behandelt die Wurzeln der Cycadaceen, Ginkgoaceen und Taxaceen hinsichtlich der systematischen Verwendbarkeit ihres anatomischen Baues.

Es wurden 44 Arten untersucht. Das Material stammt aus den Botanischen Gärten zu Göttingen, Herrenhausen und Kopenhagen.

Die Arbeit entstand auf Anregung meines verehrten Lehrers, Herrn Geh. Rat Prof. Dr. Peter, unter dessen Leitung die Untersuchung ausgeführt wurde. Ich spreche ihm auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank aus.

1) Inaug.-Dissert., Göttingen 1910.

I. Anatomischer Teil.

Allgemeines.

Anatomisch unterscheidet man bei Wurzeln zwei Stadien:

1. das primäre,
2. das sekundäre Stadium.

Naturgemäß geht das sekundäre aus dem primären hervor und wird durch das Auftreten eines Kambiums, das nach innen Xylem, nach außen Phloëm bildet, hinreichend charakterisiert. Bezüglich der Nomenklatur, die speziell die Wurzelanatomie betrifft, verweise ich auf die Arbeiten von H. von Alten[1]) und W. Noelle[2]); im übrigen ist sie dieselbe, wie sie in den bekanntesten botanischen Lehrbüchern verwendet wird. In der Anordnung der Klassen, Familien und Gattungen habe ich mich dem Syllabus der Pflanzenfamilien von Engler, sechste Auflage, angeschlossen. Um Mißverständnissen vorzubeugen, bemerke ich, daß der Vasalteil der Cycadaceen und Koniferen nur aus Tracheiden besteht. Man pflegt nämlich in der Literatur in gleicher Weise von Tracheiden und Gefäßen zu sprechen, ohne daß man dabei den anatomischen Unterschied im Auge hat. (Vgl. De Bary, Strasburger, Noelle).

1) Inaug.-Dissert., Göttingen 1908.
2) l. c.

Beschreibung der untersuchten Arten.

Klasse Cycadales.

Fam. Cycadaceae.

Im Bereiche der Cycadaceen tritt die Erscheinung auf, daß die letzten Wurzelauszweigungen über die Oberfläche des Bodens hervorragen können. Entsprechend den veränderten biologischen Bedingungen sind diese Wurzelteile gewissen Modifikationen unterworfen, die sie wesentlich von den normalen Wurzelteilen unterscheiden. Man hat sie mit den Namen der Luft-, Licht- oder Dichotomwurzeln belegt. Zwar sind primäres und sekundäres Stadium auch hier aufzufinden, wenn auch das primäre bei weitem überwiegt, denn es werden ja eben die letzten Auszweigungen modifiziert, aber die Verschiedenheiten in der Morphologie und Anatomie dieser Luftwurzeln legen es nahe, sie bei der Wiedergabe der Beobachtungen abgesondert von der Darstellung der normalen Wurzel zu behandeln. Was noch die Benennung betrifft, so benutze ich den Ausdruck „Luftwurzeln“, schon weil er der gebräuchlichste sein dürfte, und weil eine Dichotomierung der Luftwurzeln, wie im Laufe der Darstellung noch gezeigt werden soll, nicht ausnahmslos stattfindet.

Cycadeae.

Untersucht wurden vier Arten:

Cycas Bellefonti
„ circinalis
„ revoluta
„ sphaerica.

Primäre Wurzel. Wurzelhaare können sehr zahlreich auftreten und eine beträchtliche Länge erhalten, sodaß die Wurzeln schon dem unbewaffneten Auge filzartig bekleidet erscheinen. Sie bleiben bis zu Anfang des sekundären Dickenwachstums erhalten. Ein Vergleich der äußeren und inneren Rindenzellen eines Wurzelquerschnittes zeigt, daß sie keine wesentlichen Größenunterschiede aufweisen. Die äußeren Membranen der äußeren Rindenzellschicht sind zuweilen verdickt und oft stark nach außen vorgewölbt. Man hat es hier mit einer sekundären Epidermis zu tun. Von zwei bis drei, seltener auch mehr (Cycas sphaerica) Reihen verkorkter polygonaler Zellen wird die Hypodermis gebildet. Ihre Zellen kollabieren später leicht. Vereinzelte Zellen der primären Rinde führen Kristalldrusen, sie weisen bei Behandlung mit Sudan III rote Membranen auf. Sklerenchymfasern, wie wir sie bei den später behandelten Gattungen wiederholt vorfinden werden, fehlen bei Cycas vollständig. An anderen Verstärkungselementen der Rinde treten nur bei älteren Wurzeln von Cycas revoluta (in Fig. 1 nur schwer zu erkennen) in den beiden inneren Zelllagen Verdickungsbänder auf den Radialwänden einzelner Zellen auf. Eine Endodermis ist immer vorhanden. Ihre Zellen sind unregelmäßig, haben immer verkorkte Radialwände, nur die Verkorkung der Tangentialwände tritt bald bei mehr bald bei weniger Zellen auf. Der Perizykel besteht aus drei Lagen von Zellen, die sich durch ihr größeres Lumen von den übrigen parenchymatischen Zellen des Zentralzylinders abheben. In der Regel ist die Wurzel di- bis tetrarch. Mit den Xylemanfängen alternieren deutlich hervortretende Phloëmgruppen. Die

zuerst angelegten äußeren Gefäße sind spiralig verdickt, die späteren in zentripetaler Folge ausgebildeten sind Netzgefäße oder Tüpfelgefäße, deren Tüpfel von der Seite betrachtet in der Mitte der Zellwand den kleinsten Durchmesser besitzen und sich in der Regel nach außen stärker erweitern als nach innen. Kommen zwei Gefäße aneinander zu liegen, so können sie durch Hoftüpfel mit einander verbunden sein.

Luftwurzel. Die Luftwurzel wird von einem mehrere Zellreihen unter der Oberfläche aus einem kontinuierlichen Phellogen entstehenden Korkmantel umgeben, der, je weiter man sich vom Scheitel der Wurzel entfernt, an Breite zunimmt und schließlich zerreißt und kollabiert. In der Regel ist die Wurzel durch einen ungefähr in der Mitte der Rinde auftretenden parallel zu ihrer Längsrichtung verlaufenden Zylinder radial gestreckter Zellen ausgezeichnet. Die Streckung betrifft immer nur Zellen derselben Reihe und wird durch Algenkolonieen hervorgerufen, die sich interzellular eingenistet haben. Schon dem unbewaffneten Auge ist diese Erscheinung deutlich sichtbar, auf dem Querschnitt ein grüner Ring, auf dem Längsschnitt zwei parallele Streifen. Kristalldrusen treten wie in der normalen primären Wurzel auf. Auch Pilzmycel kommt den Luftwurzeln der Cycadaceen allgemein zu, wie es ebenso in den normalen Wurzeln in der Regel gefunden wird[1]). Es vegetiert in den äußeren und mittleren Zellreihen der Rinde. Reinke[2]) beschreibt es zutreffend als von „äußerster schizomycetenartiger

1) Vergl. auch v. Tubeuf, Die Haarbildungen der Koniferen, S. 181.

2) Reinke, Morphologische Abhandlungen.

Zartheit". Ektotrophe Mykorrhiza habe ich nie zu sehen bekommen auch keine Angaben hierüber vorgefunden. Bei Behandlung mit Sudan III färben sich die Endodermiszellen nicht oder nur ganz vereinzelt. Sie sind nur kenntlich an den stärker lichtbrechenden Radialwänden, die allerdings schon sehr nahe dem Scheitel der Wurzel auftreten. Die Zahl der Xylemanfänge ist meist höher als bei den normalen primären Wurzeln; im Bau der Gefäße weisen indessen beide Wurzeltypen keinerlei Unterschiede auf. Stärke wird zahlreich in der Rinde abgelagert.

Sekundäre Wurzel. Mit Beginn des sekundären Stadiums schließt sich die Endodermis und wird stellenweise mehrreihig. Innerhalb derselben tritt ein Phellogen auf, das nach außen Kork bildet. So wird die primäre Rinde zwischen zwei Korkmäntel, diesen und die Hypodermis, eingeschlossen, stirbt ab, wird zerrissen und abgestoßen. Das Phellogen macht weiter Kork nach außen in langen radialen Reihen, von denen die äußeren zerrissen werden. Das Phloëm ist breit und besteht bald aus Zellen mit dünnen Membranen (z. B. Cycas Bellefonti), bald aus solchen mit ziemlich verdickten Zellwänden (Cycas sphaerica). Sklerenchymfasern werden einzeln oder in radialen Reihen gebildet. Sie haben meist ein enges Lumen, aber nur die äußere Schicht der sehr verdickten Zellwände ist verholzt, die inneren Schichten geben mit Chlorzinkjod Zellulosereaktion. Neben Sklerenchymfasern findet man bei Cycas circinalis, Cycas sphaerica noch verholzte reichgetüpfelte Phloëmzellen. Das Xylem setzt sich aus Tüpfelgefäßen zusammen, von denen dasselbe gilt wie von denen der primären Wurzel. Sie sind bei Cycas Belle-

fonti mit Ring- oder Spiralversteifung ausgestattet[1]). Die Stelle der Markstrahlen vertritt Parenchym. In allem nicht verholzten oder verkorkten Gewebe nimmt man Kristalldrusen oder rhombische Kristalle wahr, teils einzeln, teils in Zellreihen parallel der Längsrichtung der Wurzel. Kristalle führende Zellen zeichnen sich vor den übrigen durch ihre geringe Größe und ihre kubische oder nur wenig in der Längsrichtung gestreckte Gestalt aus. Jahresringe sind ebensowenig wie im Stamm zu unterscheiden.

Cycas Bellefonti. Die sekundäre Wurzel weist ein breites Phloëm auf mit zahlreichen oft in schraubenförmigen Windungen verlaufenden Sklerenchymfasern von ziemlicher Länge und nur punktartigem Lumen. Sämtliche Gefäße sind mit Ringversteifungen versehen. Calciumoxalat wird nur in Kristalldrusen in großer Menge in Einzelzellen oder langen Zellreihen abgelagert.

Cycas circinalis. Nach Reinke[2]) werden Wurzelhaare und Epidermis zerrissen. An ihre Stelle treten die darunterliegenden Zellen und bilden sekundäre Wurzelhaare. Die Hypodermis ist bald mehr bald weniger Zellreihen breit ausgebildet. Verdickungsbänder der inneren Zelllagen der primären Rinde, wie ich sie bei Cycas revoluta bemerkt habe, konnten nicht wahrgenommen werden. Im Zentralzylinder finden sich zuweilen im Phloëm einzelne Zellen, die sich mit Sudan III rot färben. Reinke[2]) beobachtete, daß die Teilungsebene der Luftwurzeln unregelmäßig ist. Ebenso finde

1) Vgl. hierzu das unter Zamia Gesagte Seite 28.
2) l. c.

ich bei Schacht[1]) die Angabe, daß die Luftwurzeln gruppenartig endigen und der Vegetationspunkt in drei Wurzelknospen geteilt zu sein scheint. Ich kann diese Angaben nur bestätigen, wenn auch mit der Einschränkung, daß eine gleichwertige Dreiteilung nicht die Regel ist. Ist die Mutterwurzel triarch, so können drei Tochterwurzeln an der Spitze entstehen, ist sie tetrarch, so vereinigen sich je zwei benachbarte Xylemanfänge zu einem, und es entstehen dann zwei Tochterwurzeln. „Dichotomie" trifft also nicht immer zu. Das primäre Holz der Luftwurzeln schließt sich zuweilen zentripetal fest zusammen.

Cycas revoluta. In den beiden Zelllagen außerhalb der Endodermis sind bei älteren primären Wurzeln von größerer Länge vereinzelte Verdickungsbänder der Radialwände zu finden. Reinke[2]) gibt Diarchie an, Mettenius[3]) hingegen drei bis vier, seltener vorkommend fünf bis acht Xylemanfänge. Nach meinen Untersuchungen muß ich mich den letzteren Angaben anschließen. Nach Reinke sollen sich die Xylemanfänge zentripetal nicht schließen, ich fand das Gegenteil, wenn es vielleicht auch seltener eintreten mag. Worsdell[4]) hat im Phloëm, besonders im wohlmarkierten primären Phloëm, zahlreiche Fasern beobachtet, die auf dem Querschnitt Tracheiden gleichen. Ich habe einige Zellen abseits von den primären Xylemanfängen nur zartwan-

1) Schacht, Flora 1853, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Wurzeln.

2) l. c

3) Mettenius, Beiträge zur Anatomie der Cycadeen. Abh. d. math. u. phys. Klasse der Kgl. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. VII. 1865.

4) Worsdell, The comparative Anatomy of certain Genera of the Cycadaceae. Jour. Linn. soc. Bot. vol. XXXIII. 1898.

dige Tracheiden bemerkt. Das Kambium ist lange Zeit nicht zusammenhängend; bei mehr als zwei Xylemanfängen bildet es fast senkrecht zu den radial sich erstreckenden primären Xylemanfängen Holz, in der entgegengesetzten Richtung Bast. Nach längerem Dickenwachstum stellt das Holz natürlich einen kompakten Zylinder dar, indem es sich auch über den Xylemanfängen schließt.

Cycas sphaerica. Die äußeren Membranen der obersten Zelllagen der prim. Wurzel sind teilweise verdickt. Die Hypodermis ist drei- bis fünfreihig, rings zusammenhängend, weist oft radialgestreckte Zellen in der äußeren Lage auf. In der Rinde der primären Wurzel treten einige Zellen mit Kristalldrusen auf, während die sekundäre Wurzel in ihrem ganzen parenchymatischen Gewebe nur rhombische Einzelkristalle führt, die ebenso wie die Kristalldrusen in den Wurzeln der übrigen untersuchten Cycasarten in kleineren Zellen abgelagert sind. Außerdem verholzt im sekundären Phloëm eine Reihe von Zellen mit reicher Tüpfelung. Nur in wenigen solcher Zellen beobachtete ich eingelagerte rhombische Kristalle.

Zamieae.

Stangeriinae.

Stangeria paradoxa. Primäre Wurzel. Die kleinzellige oberste Zelllage geht früh zu Grunde. Primäre Wurzeln, die nach ihrer Länge als Bereicherungswurzeln anzusprechen wären, weisen enorm viele und lange Wurzelhaare auf, auch zeigen sie in ihrer sonstigen Struktur gegenüber den von ihnen abzwei-

genden Wurzeln von nur mäßiger Länge (Saugwurzeln) keine wesentlichen Unterschiede. Bei beiderlei Wurzeln ist das Verhältnis zwischen Zentralzylinder und Rinde ungefähr das gleiche. Anatomisch läßt sich also keine Trennung der beiden Wurzeltypen durchführen. Anfangs ist die immer rings zusammenhängende Hypodermis zwei- bis dreireihig, sie nimmt aber später an Breite zu. Der Perizykel ist zwei- bis fünfreihig. Zwei bis vier Xylemanfänge können angelegt werden aus teils ringartig oder spiralig, teils netzartig versteiften Gefäßen. Bei Wurzeln mit größerem Durchmesser schließt sich das Holz zentripetal nicht, bei solchen mit geringerem Durchmesser indessen sehr bald.

Luftwurzel. Die Luftwurzel ist von einem wenige Schichten unter der Oberfläche aus einem kontinuierlichen Phellogen entstehenden Korkmantel umgeben. Ungefähr in der Mitte der Rinde hebt sich wie bei Cycas ein aus einer Lage radial gestreckter Zellen bestehender Zylinder ab, deren ungewöhnliche Gestalt ebenfalls durch symbiotisch in den Intercellularen der betreffenden Lage vegetierende Algen hervorgerufen wird. Die übrigen Rindenzellen sind sphaerisch. Endodermis nur an den stark lichtbrechenden radialen Membranen kenntlich. Perizykel drei- bis vierreihig. Zwei bis drei Xylemanfänge; sie schließen sich zentripetal. Kristalldrusen wie bei der normalen Wurzel.

Sekundäre Wurzel. Die sek. Wurzel entwickelt sich analog der der Cycadeen. Nach Abstoßung der primären Rinde ist sie an der Peripherie von einem aus einem Phellogen entstehenden Korkmantel bedeckt. Vor den Wurzeln aller anderen Cycadaceen zeichnet sich das sekundäre Stadium bei Stangeria paradoxa

durch schizogene, mit einem Epithel ausgekleidete, sich verzweigende Gänge aus. Und zwar treten diese Gänge bei meinem Material in der doppelten Anzahl der primären Xylemanfänge auf, konzentrisch im Wurzelquerschnitt, aber nicht symmetrisch zu den primären Vasalsträngen angeordnet. (Vergl. Fig. 2.)

Meine Beobachtungen stehen in Widerspruch mit den Angaben K. Prantl's[1]) über die Wurzel der Cycadaceen: „Die Rinde enthält keine Schleimgänge wohl aber Schleimschläuche". Einzelne Bastzellen sind getüpfelt. Das sekundäre Dickenwachstum geht regelmäßig vor sich. Zwischen den primären Xylemanfängen innerhalb des primären Phloëms entwickeln sich gleichmäßig sekundäre aus Treppengefäßen bestehende Xylemgruppen. Das Kambium bleibt zunächst auf diese Gruppen beschränkt.

Zamiinae.

Dioon.

Im Verhältnis zu den Wurzeln der Cycadeen wies mein Material ziemlich langgestrekte, dünne und mehr verzweigte Wurzeln auf.

Primäre Wurzel. Bei dem primären Stadium wird die oberste kleinzellige Schicht sehr früh abgeworfen. Wurzelhaare waren nicht zu finden. Außerhalb der mehrschichtigen, nicht immer einen geschlossenen Streifen bildenden Hypodermis liegen noch zusammenhängende Schichten von kleineren dünnwandigen, meist tangential etwas gestreckten Zellen. Eine sekundäre Epidermis ist mehr oder weniger deutlich ausgebildet

1) Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien.

und setzt sich aus Zellen zusammen, die ihrer Gestalt nach denen der Hypodermis gleichen und nur an ihrer tangentialen Außenwand verdickt sind. Über dieser sekundären Epidermis lagern an manchen Stellen noch zartwandige Zellen. Diese Tatsache ist ein hinreichender Beleg für den sekundären Charakter dieser Epidermis. In der primären Rinde verlaufen Reihen von kubischen, Kristalldrusen führenden Zellen, deren Wände sich mit Sudan III rot färben. Charakteristisch für Dioon sind Faserzellen in der Rinde, deren Membranen nicht wie bei typischen Sklerenchymfasern rings verdickt und verholzt, sondern nur mit schmalen, geschichteten und verholzten, in der Längsrichtung durch die ganze Zelle verlaufenden Verdickungsstreifen ausgestattet sind. (Vgl. Fig. 3.) Endodermis verkorkt spät; Perizykel dreireihig. Die prim. Wurzel kann diarch bis polyarch sein, und zwar sind die ersten Gefäße schraubig verdickt, die späteren sind Treppengefäße.

Luftwurzeln habe ich nur bei Dioon edule und auch hier nur bei der weiblichen Pflanze gefunden; ich verweise daher auf den speziellen Abschnitt.

In der sekundären Wurzel macht ein Phellogen in der bisher beschriebenen Weise nach außen Kork. Zahlreiche Phloëmzellen sind mehr oder weniger stark verholzt und teilweise getüpfelt. Daneben treten teils nur verholzte Sklerenchymfasern, teils solche mit innerer geschichteter Zelluloseauskleidung und dunklem Inhalt auf. Die Gefäße gleichen vollständig denen der Cycaswurzeln. Kristalle zahlreich in nichtverholztem Gewebe.

Dioon edule. Bei mehreren prim. Wurzeln war

die sekundäre Epidermis rings ausgebildet, während die Hypodermis in diesem Fall nicht geschlossen war. An Xylemanfängen fand ich nur zwei, Reinke[1]) hat auch Polyarchie beobachtet. Im Zentralzylinder verlaufen innerhalb des Perizykels ohne bestimmte Anordnung Fasern mit äußeren Holzschichten und innere Zelluloseschichten.

In der Luftwurzel bildet wie üblich ein Phellogen Kork von ziemlicher Breite. Die Rindenzellen sind sphaerisch, von ungleichem Durchmesser; nur wenige von ihnen führen Kristalle. Die Endodermis war bei meinem Material fast vollständig verkorkt, was im allgemeinen bei Luftwurzeln nicht der Fall zu sein pflegt. 4—6 Xylemanfänge schließen sich zentripetal. Das Gewebe zwischen ihnen zeigt große Unterschiede im Durchmesser der Zellen. Eine hexarche von Algen freie Wurzel fand ich, die sich nicht dichotomisch auch nicht dreifach verzweigte, sondern sternartig in sechs Würzelchen endete.

Dioon spinulosum. Verholzte Verdickungsstreifen der Rindenfaserzellen, die bei dieser Art weniger zahlreich und später auftreten, stellen nicht so viele einzelne schmale Streifen wie bei D. edule dar, sondern auf einem Querschnitt betrachtet, überkleiden sie teils einzelne Seiten der polygonalen Zelle, teils sind sie hufeisenförmig, selten auch rings zusammenhängend und weisen insofern eine Übereinstimmung mit Ceratozamia auf. Hypodermis geschlossen. Sklerenchymfasern mit innerer Zelluloseauskleidung kommen bei D. spinulosum im Gegensatz zu D. edule im Zentralzylinder nicht vor.

1) l. c.

Encephalartos.

Sechs Arten wurden untersucht:

E. Altensteinii
„ Hildebrandtii
„ horridus
„ Lehmanni
„ villosus
„ Vroomii.

Prim. Wurzel. Bei keiner Art wies die primäre Wurzel noch Wurzelhaare auf, wohl aber oft eine sekundäre Epidermis, über der Zellen mit wenig lichtbrechenden Membranen und von unregelmäßiger Gestalt lagerten. Die Ausbildung der Hypodermis scheint in Abhängigkeit davon zu stehen, ob eine sekundäre Epidermis sich entwickelt oder nicht. Ist nämlich eine solche vorhanden, so sind in der äußeren Rinde nur Gruppen von Zellen verkorkt (E. villosus), oder es ist überhaupt keine Verkorkung der Rindenzellen festzustellen (E. Vroomii), dann zeigt aber die Epidermis deutliche Rotfärbung ihrer äußeren tangentialen verdickten Zellwände bei Behandlung mit Sudan III. Fehlt die Epidermis, so bemerkt man in der Regel eine kontinuierliche mehrere Zellen breite Hypodermis. Daß Epidermis und Hypodermis sich wirklich in ihren Funktionen unterstützen, und die oben aufgewiesenen Unterschiede nicht auf biologischen Umständen beruhen, geht klar aus beigefügter Zeichnung einer Wurzel von Enc. Lehmanni (Fig. 4.) hervor. Die Abbildung zeigt, daß die Wurzel nur teilweise eine Epidermis ausgebildet hat, und daß an dieser Stelle eine Verkorkung der darunterliegenden Zellen nicht eingetreten ist, während die

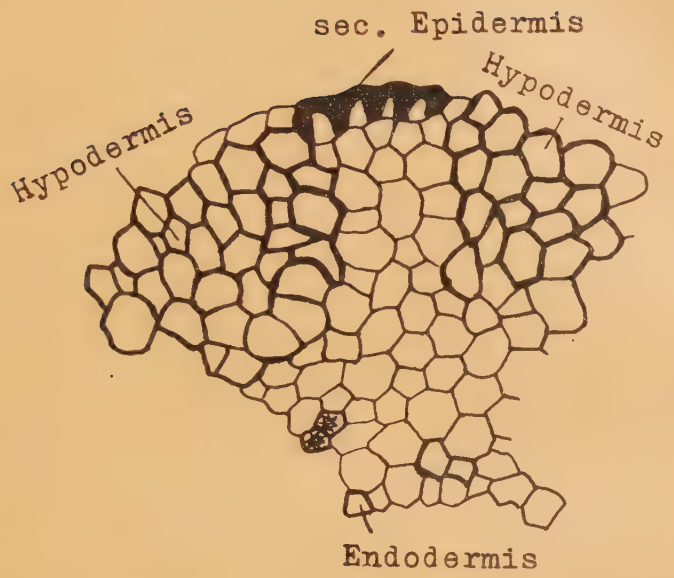

Fig. 4.

Rindenzellen seitlich davon eine solche Veränderung ihrer Membranen deutlich erkennen lassen. Sklerenchymfasern, und zwar nur solche mit total verholzten Membranen, treten in der inneren Rinde bald in größeren, bald in geringerer Anzahl auf; sie fehlten völlig bei Enc. villosus. Der Perizykel ist 2—3 reihig. Stets fand ich nur zwei Xylemanfänge, bestehend aus netzartig versteiften Gefäßen.

Luftwurzeln waren nicht bei allen Arten unseres Materials vorhanden, und da, wo sie anzutreffen waren, fehlte oft der typische Algenzylinder. Dieser Umstand scheint für die Ablagerung der Kristalldrusen in der Rinde von Bedeutung zu sein. Bei Enc. villosus traten außerhalb dieses Algenzylinders Kristalldrusen in großer Menge auf, während sie in der inneren Rinde

weit spärlicher zu finden waren; und umgekehrt beobachtete ich in den Luftwurzeln von Enc. Altensteinii, die von Algen frei waren, Kristalldrusen fast ausschließlich in der inneren Rinde. Ob ferner das Vorhandensein oder Fehlen der Algen auch für die Verkorkung der Endodermis von Bedeutung ist in der Hinsicht, daß ihr Fehlen sie begünstigt, darüber kann ich wegen des geringen Materials, daß mir zur Untersuchung vorlag, nichts gewisses aussagen. Die Luftwurzeln von Encephalartos waren di- bis tetrarch, im übrigen denen der bereits beschriebenen Gattungen homolog.

Die sekundäre Wurzel ist von einem breiten Korkmantel umgeben. Charakteristisch für ältere Enceptalartoswurzeln ist die große Anzahl von verholzten, unregelmäßig gestalteten Phloëmzellen. Ihre Membranen nehmen zum Teil nur wenig an Dicke zu, zuweilen jedoch sind sie so stark, daß sie das Lumen der Zelle fast zum Schwinden bringen und als typische Sklereïden anzusprechen sind, die z. B. bei Enc. Hildebrandtii und Enc. horridus einzeln oder in Zellgruppen im Phloëm gelagert sind. Sklerenchymfasern, deren äußere Schichten nur Holzreaktion geben, sind beliebig angeordnet. Das Xylem schließt sich spät über den Xylemanfängen; es besteht aus Gefäßen mit hauptsächlich radial getüpfelten Zellwänden. Oft (Enc. Hildebrandtii Enc. horridus) schließen sich einander gegenüberliegende Gefäßreihen zentripetal zusammen, ohne parenchymatisches Gewebe zwischen sich zu lassen.

Encephalartos Altensteinii. Die Luftwurzeln sind sehr kurz, ohne Algen. Eine 0.5—0.8 cm dicke und 20—25 cm lang über der Bodenoberfläche sich er-

streckende Wurzel wurde untersucht, die einige erwähnenswerte Eigentümlichkeiten aufwies. Obwohl sie frei an der Luft lag, verzweigte sie sich nicht „dichotomisch" an ihrem Scheitelpunkte. Nebenwurzeln die hier und da angelegt waren, blieben rudimentär. Umgeben war diese Wurzel von einem aus einem Phellogen hervorgehenden Korkmantel. Ihre Rinde bestand aus anfangs sphaerischen später aber unregelmäßig gestalteten dünnwandigen Zellen mit zuweilen verholzten, oft sich mit Sudan III rot färbenden Membranen, war von zahlreichen verholzten, dunklen Inhalt führenden gefächerten Sklerenchymfasern durchzogen, ermangelte aber fast gänzlich der Kristalldrusen. Die Endodermis, die bei normalen Wurzeln schon in geringer Entfernung von dem Scheitelpunkte an den charakteristischen Radialwänden kenntlich ist, war hier selbst nach Eintritt des sekundären Dickenwachstums nicht festzustellen. Im allgemeinen wird ja die prim. Rinde beim Beginn des sekundären Dickenwachstums durch eine unter der Endodermis auftretende Korkbildung in ihrem Zusammenhange mit dem Zentralzylinder gelockert und abgestoßen. Bei dieser Wurzel aber bemerkte ich ungefähr da, wo Zentralzylinder und Rinde sich berühren seitlich von der prim. Xylemplatte nur lokale Korkbildung. Ob diese Erscheinung nun mit dem sekundären Zuwachs in Zusammenhang steht, — es ist dann nur verwunderlich, warum der Kork an wenigen Stellen auftritt — oder Folge eines äußeren Einflusses ist, wogegen Beachtung verdient, daß die breite prim. Rinde völlig unversehrt war, darüber konnte ich keine Klarheit gewinnen. Die Wurzel war anfangs triarch, später diarch.

Encephalartos Hildebrandtii. Sekundäre Epidermis nicht vorhanden. Luftwurzeln fehlten. Im nicht verholzten Gewebe der sek. Wurzel enorm viel Kristalldrusen.

Encephalartos horridus. Die Luftwurzeln waren kurz. Reinke[1]) gibt 2—3 Vasalstränge an, die im Verlaufe des Wachstums sich zwar zentripetal nähern, stets aber einen axilen Markkörper zwischen sich lassen. So allgemein trifft dies nicht zu; ich fand bei Enc. horridus wie bei anderen Encephalartosarten auch Wurzeln, deren Xylem sich zentripetal vollkommen schloß. Reinke[2]) erwähnt ferner, daß bei dieser Art nicht selten „bei Stadien, wo die Periblemrinde noch nicht durch den doppelten Korkring zusammengepreßt ist, von dem äußeren Phellogen ausgehend einzelne Korkplatten im Innern des Rindenparenchyms sich bilden und dadurch gleichsam Stücke desselben herausschneiden, analog der Borkenbildung anderer Gewächse. Allein zu einer echten Borkenbildung kommt es hier nicht, d. h. zu einer Abschuppung von Periderma und Fibrovasalrindenteilen durch derartige Platten". Ich habe nichts davon beobachten können, wie dies auch von den folgenden von Mettenius[3]) stammenden Angaben gilt, daß mit dem höheren Alter der Wurzel das Kambium seine Tätigkeit einstellt, außerhalb davon ein zweites sich bildet, und das weitere Wachstum in Übereinstimmung mit dem des Stammes vor sich geht. Ich lasse dies dahingestellt sein, da mein Material vielleicht nicht

1) l. c.
2) l. c. S. 26.
3) l. c.

alt genug gewesen ist, um eine Kontrolle über diese Beobachtung ausüben zu können, muß indessen eine andere vom selben Autor an gleicher Stelle gemachte Erwähnung, daß die jugendliche Wurzel von Enc. horridus mit denen der Cycadeen übereinstimme, berichtigen. Die vorliegende Untersuchung hat gezeigt, daß die primären Stadien der Cycas- und meisten Encephalartosarten sich gerade durch das Vorhandensein von Sklerenchymfasern in der Rinde der letzteren und durch das Fehlen solcher Elemente in der Rinde der ersteren wesentlich unterscheiden.

Encephalartos Lehmanni. Luftwurzeln fehlten. Kristalldrusen in primärer Rinde in langen Reihen von kleinen kubischen Zellen.

Encephalartos villosus. Sekundäre Epidermis vorhanden. Hypodermis spärlich ausgebildet. Luftwurzeln mit Algen vorhanden.

Encephalartos Vroomii. Sekundäre Epidermis und Hypodermis wie bei Enc. villosus. Luftwurzeln fehlten.

Makrozamia.

Ausführliches Material von dieser Gattung zu bekommen, war mir unmöglich. Die Wurzeln, die mir zur Untersuchung vorlagen, waren der Art nach nicht bestimmt und zeigten nur primäres Stadium.

Darunter traten mir zwei primäre Typen entgegen. Der eine stellte eine Wurzel von normalem Durchmesser dar. Über der 2—4 Zellen breiten, regelmäßig gestalteten Hypodermis waren stellenweise eine bis mehrere Zellreihen mit zarten wenig lichtbrechenden Membranen

gelagert. Die innerste dieser Zellreihen wies an manchen Stellen verdickte äußere Zellwände auf und ist demnach als sekundäre Epidermis anzusprechen. Nicht selten waren die äußeren Rindenzellen von Pilzmyzel durchbrochen, und zuweilen beobachtete ich vornehmlich auf den Membranen der Hypodermis um diese Durchbrechungen ringartige Verdickungen. In dem inneren Teil der Rinde kamen etwa 3—6 verholzte langgestreckte Sklerenchymfasern vor. Perizykel 3—4 reihig. Zwei Xylemanfänge mit Netz-, Tüpfel- oder Treppengefäßen.

Der andere Typus war im Durchmesser doppelt so breit, aber im Verhältnis von Zentralzylinder zu Rinde ungefähr gleich. Die äußere Zellage bestand aus kleinen Zellen ohne äußere verdickte Membran. Darunter befand sich die 3 Zellen breite regulär gestaltete Hypodermis. Sklerenchymfasern traten in weit größerer Anzahl (20—30) auf. Perizykel 6—8 reihig. Vier Holzanfänge durch viel Parenchym von einander getrennt.

Lepidozamia [1]).

Zwei Arten wurden untersucht:

Lepidozamia Donisonii.

„ Peroffskyana.

Die primäre Wurzel, die ich nur bei L. Donisonii fand, war von erheblicher Dicke, unterschied sich aber von dem entsprechenden Typus der Makrozamia durch das gänzliche Fehlen der Sklerenchymfasern, durch die geringe Breite des Perizykels (4 Zellreihen),

1) In Engler-Prantl, die natürlichen Pflanzenfamilien, wird Lepidozamie unter Makrozamia; im Syllabus von Engler wird Lepidoz. nicht aufgeführt.

durch das Auftreten von nur zwei Xylemanfängen und das Vorhandensein von Kristalldrusen in der Rinde.

Luftwurzeln waren bei beiden untersuchten Arten vorhanden nur mit dem Unterschied, daß bei L. Donisonii Algen in der bekannten Anordnung vegetierten, während sie bei L. Peroffskyana nur sehr spärlich auftraten. Perizykel 3—5 reihig. 2—3 Xylemanfänge.

Die sekundäre Wurzel ist wie gewöhnlich von einem breiten Korkmantel umgeben, ihre Phloëmzellen sind unregelmäßig gestaltet, oft verholzt, ohne jedoch zu Sklereïden zu werden. Sklerenchymfasern von verschiedener Länge sind ganz oder nur in der äußeren Schicht verholzt. Das Xylem wird von getüpfelten Gefäßen gebildet, deren radiale Reihen zentripetal nicht zusammenstoßen, sondern stets parenchymatisches Gewebe mit zerstreuten englumigen Gefäßen und vereinzelten schwach verholzten Zellen zwischen sich lassen. Die Stelle der Markstrahlen vertritt eine bis mehrere Zellen breites Parenchym, das aus kubischen oder radial gestreckten Zellen besteht. In allem nicht verholzten Gewebe können Kristalldrusen entweder in einzelnen Zellen oder in parallel zur Wurzelrichtung verlaufenden aus kleinen kubischen Zellen bestehenden Zellreihen auftreten.

Lepidozamia Donisonii. Korkmantel der Luftwurzeln enorm breit. Algen sind vorhanden. Endodermiszellen tangential nicht verkorkt. 2 Xylemanfänge. Die sekundäre Wurzel weist in ihrem Phloëm nur wenige Sklerenchymfasern mit verholzten äußeren Schichten auf, die meisten Fasern sind vollständig verholzt.

Eine erwähnenswerte anormale Erscheinung sekundären Dickenwachstums konnte ich an einer 1,0 bis 1,5 mm dicken diarchen Wurzel von Lepidozamia Donisonii beobachten (Fig. 5). Das Kambium nahm hier nicht die Peripherie einer Ellipse mit den Xylemanfängen als Brennpunkten ein und entwickelte nicht, wie es die Regel ist, in Richtung des kleinen Durchmessers derselben Holz, sondern es stellte sich zwischen den Xylemanfängen als Brennpunkten in Hyperbelkurven ein und bildete, wie die Abbildung zeigt, zentripetal Holz, sodaß die dazwischenliegenden Zellen des Korkes und des vom Kambium gebildeten sekundären Phloëms zusammengedrückt wurden, und bei weiterem Dickenwachstum die Wurzel auseinander gesprengt worden wäre.

Lepidozamia Peroffskyana. Der Korkmantel der Luftwurzel ist weniger breit als bei L. Donisonii. Algen sehr spärlich. Endodermiszellen bis auf wenige Durchlaßzellen tangential verkorkt. 3 Xylemanfänge.

Sekundäre Wurzel von gleicher Dicke wie bei L. Donisonii bildete Sklerenchymfasern mit nur äußerer Holzschicht in viel größerer Anzahl aus.

Zamia.

Untersucht wurden 5 Arten:

Zamia Baraquinia
furfuracea
integrifolia
Loddigesii
muricata.

Prim. Wurzel. Wurzelhaare wurden nur bei

einigen Wurzeln von Zamia integrifolia noch vorgefunden. Eine sekundäre Epidermis war nirgends zu beobachten, dafür war die Hypodermis immer mehrreihig und in der Regel zusammenhängend; sie zeigte keinen Unterschied der Zellen. Einzelne Rindenzellen führen Kristalldrusen. Die innere Rinde ist von vollständig verholzten Sklerenchymfasern mit mehr oder weniger großem Durchmesser durchzogen. Die Anzahl dieser Sklerenchymfasern ist verschieden. Auf manchen Querschnitten gewisser Wurzeln von Z. integrifolia waren mechanische Zellen überhaupt nicht zu finden. Stets fand ich nur 2 Xylemanfänge, deren Gefäße denen der bereits beschriebenen Gattungen homolog sind. Perizykel 2—3 reihig. (Fig. 6.)

Luftwurzeln waren bei meinem Material nicht vorhanden, kommen aber nach Mitteilungen von Schacht[1]) auch der Gattung Zamia zu.

Die sekundäre Wurzel ist vor denen der schon beschriebenen Gattungen ausgezeichnet durch das fast gänzliche Fehlen von verholzten Phloëmzellen, durch das im Phloëm überaus zahlreiche Auftreten von langen an Gestalt sich vollkommen gleichenden Sklerenchymfasern mit nur punktartigem Lumen, die durchweg nur in ihren äußeren Schichten verholzt sind, und ferner durch weite Tüpfel- oder Treppengefäße mit ringartigen oder spiraligen Verdickungen. Ich fand Diarchie bis Tetrarchie, und zwar nahm die Zahl der Xylemanfänge zu, je mehr man sich dem Stamm näherte. Bei Zamia muricata hat Mettenius[2]) auch sechs Xylemanfänge beobachtet.

1) l. c.
2) l. c.

Auf Grund der Wurzelanatomie allein die Arten von Zamia zu unterscheiden, ist unmöglich.

Die eben gegebenen Merkmale der sekundären Wurzel, die ich für Zamia als typisch hinstelle, sind uns schon einmal eingangs dieser Arbeit begegnet bei Cycas Bellefonti. Ein Vergleich aber mit den übrigen behandelten Cycasarten zeigt, daß Cycas Bellefonti in der Anatomie der Wurzel ganz abgesondert innerhalb seiner Gattung dasteht. Ich glaube daher, zu der Vermutung berechtigt zu sein, daß die Pflanze, die mir das Material zur Untersuchung geliefert hat, falsch bezeichnet gewesen ist und wahrscheinlich der Gattung Zamia angehört. Aus diesem Grunde werde ich die gegebene Beschreibung der Wurzel von Cycas Bellefonti bei der systematischen Charakterisierung der Gattung Cycas nicht in Betracht ziehen.

Ceratozamia.

Vier Arten wurden untersucht:

C. brevifrons (C. brevifrons + robusta)
C. kusteriana
C. longifolia
C. mexicana.

Nur in der primären Wurzel von C. longifolia wurden noch Wurzelhaare gefunden. Eine sekundäre Epidermis scheint selten ausgebildet zu werden. Ich beobachtete nur bei C. brevifrons einige Zellen an der Peripherie mit mäßig verdickten äußeren tangentialen Membranen. Auch hier konnte ich feststellen, daß die Hypodermis, die im allgemeinen ca. 4 reihig ist, in Korrelation zu der sek. Epidermis steht. Die Sklerenchymfasern sind charakteristisch für Ceratozamia und

systematisch verwendbar. Sie sind in der inneren Rinde angeordnet, treten in der Regel etwas entfernt vom Scheitel der Wurzel auf und sind verhältnismäßig kurz, was besonders bei C. kusteriana in die Augen fällt. Im Querschnitt betrachtet ist nicht die ganze Zellmembran einer Sklerenchymfaser rings verdickt und verholzt, sondern fast allgemein nur die äußeren tangentialen und zuweilen auch die radialen Wände, sodaß die Verdickungen dach- oder hufeisenförmig aussehen. (Vgl. Fig. 7.) Der Perizykel ist 3—5 reihig. 2—3 Xylemanfänge.

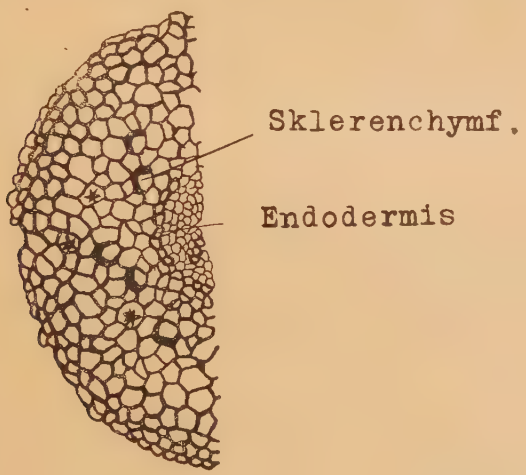

Fig. 7.

Luftwurzeln fand ich nur bei C. kusteriana und C. longifolia. Schacht[1]) gibt sie auch für C. mexicana und C. muricata an. Man darf daher wohl annehmen, daß sie bei allen Arten auftreten können. Betreffs ihrer Anatomie weisen sie gegenüber den Luftwurzeln der übrigen Cycadaceen keine Unterschiede auf. Algen sind bald zu-

1) l. c.

gegen, bald fehlen sie, worauf auch Reinke für C. longifolia hinweist. Sind Algen nicht vorhanden, so sind die betreffenden Luftwurzeln in der Regel sehr kümmerlich entwickelt und erreichen nur eine Länge von wenigen Millimetern. Offenbar hat Schacht[1]) solche Wurzeln im Auge, wenn er schreibt: „Die Luftwurzeln von Ceratozamia mexicana entwickeln der Erle ähnlich unregelmäßig gestaltete warzenartige Häufchen solcher Nebenwurzeln". Denn in den Fällen, wo Algen in typischer Weise in der Rinde vegetierten, waren die Wurzeln beträchtlich länger und dicker und durchaus nicht warzenartig.

In der sekundären Wurzel sind verholzte im übrigen aber regelmäßig gestaltetete Phloëmzellen selten, hingegen sind Sklerenchymfasern mit vollständig oder nur in den äußeren Schichten verholzten Membranen stets vorhanden. Die nur in der äußeren Schicht verholzten Fasern, die weniger zahlreich sind, haben im Unterschied zu den Fasern bei Zamia in der Regel nie nur ein fast punktartiges Lumen. Die sekundären Gefäße sind getüpfelt und ohne irgend welche Aussteifungen. Wenn zwei Gefäße aneinander zu liegen kommen, so können sie durch Hoftüpfel verbunden sein. Kristalldrusen wie üblich.

Bei Ceratozamia brevifrons beobachtete ich, wie in dem sehr dicken Holzkörper sich die Gefäße in radialer Folge allmählich erweiterten, an gewissen Stellen aber sich solche mit weit geringerem Lumen entweder unmittelbar anschlossen oder zuweilen auch durch parenchymatisches Gewebe von den älteren getrennt waren. Vermutlich stellt dies dieselbe Erscheinung dar, die

1) l. c.

Mettenius[1]) folgendermaßen beschreibt: „Mit dem höheren Alter der Wurzel erlischt endlich die Tätigkeit der Kambiumschichte und beginnt gerade wie im Stamm außerhalb des Bastes die Ausbildung eines zweiten und schreitet das weitere Wachstum in voller Übereinstimmung mit dem des Stammes fort". Bei meinem Material trat indessen die beschriebene Erscheinung nicht rings in einem geschlossenen Kreise auf, sondern nur stellenweise, und das parenchymatische Gewebe, das in tangentialen Reihen das Holz unterbrach, war nur wenige Zellen breit. Man wird daher wohl kaum in diesem Falle auf ein Erlöschen des Kambiums schließen dürfen. Für die Systematik kommen diese Verhältnisse meines Erachtens auch nicht in Betracht.

Auf Grund der Wurzelanatomie allein die einzelnen Arten von Ceratozamia zu unterscheiden, ist unmöglich.

Klasse Ginkgoales.

Fam. Ginkgoaceae.

Ginkgo biloba. Prim. Wurzel. Die Wurzelhaare sind lang, zahlreich und dünnwandig[2]) und schon mit unbewaffnetem Auge wahrzunehmen. Sie gehen auch hier früh zugrunde. Die äußerste Zelllage besteht aus kleineren Zellen als die inneren Rindenzelllagen und ist sonst nicht weiter charakterisiert; der Übergang von den kleineren äußeren zu den größeren inneren Zellen geht

1) l. c.

2) Desgl. v. Tubeuf, die Haarbildungen der Coniferen. Forstlnaturw. Zeitschr. 1896 S. 175.

allmählich vor sich. Eine sekundäre Epidermis findet man selten, und auch dann, wenn sie auftritt, ist sie nie rings zusammenhängend und hebt sich nicht deutlich von den darüber oder darunter liegenden Zellen durch besonders stark verdickte äußere tangentiale Membranen ab. 4—5 Zelllagen unter der Oberfläche tritt die Hypodermis auf, die hier im Gegensatz zu den Wurzeln der Cycadaceen nur 1—2 reihig ist und oft nicht einmal rings zusammenhängend verläuft. Die Beobachtung von der geringen Breite der Hypodermis finde ich bestätigt bei A. C. Seward und J. Gowan[1]; nur damit, daß diese beiden Autoren die verkorkten Hypodermiszellen als rechteckig (rectangular) hinstellen, kann ich mich nicht einverstanden erklären, sondern ich finde, daß sie ihrer Gestalt nach sich nicht von den übrigen Rindenzellen unterscheiden. Rechteckig sind ja die Korkzellen im allgemeinen nur dann, wenn sie aus einem Phellogen hervorgehen, was aber für die Hypodermis nicht der Fall ist. Sklerenchymfasern fehlen gänzlich. Dafür treten aber Verdickungen anderer Art auf. Die innerste Zelllage oder die beiden inneren Zelllagen der pr. Rinde sind nämlich mit einfachen oder doppelt und zu einander ungefähr parallel verlaufenden Verdickungsbändern versehen, die nach Seward und Gowan[2]) nur auf den radialen Membranen vorhanden sein sollen (cells with bands on their radial walls), während Van Tieghem[3]) schon fest-

1) A. C. Seward and J. Gowan, The Maidenhair Tree (Ginkgo biloba), Annales of Botany 1900. S. 134.

2) l. c.

3) Van Tieghem, Recherches sur la symmétrie de structure des plantes vasculaires, Annales des sciences naturelles, sér. 5 Bo- T XIII tanique, S. 195.

gestellt hat, daß diese Zellen versehen sind mit zwei „cadres parallèles", die sich verzweigen und wieder vereinigen so, daß die Zelle gewissermaßen netzartig ausgekleidet ist. Die in tangentialer Richtung verlaufenden Bänder sind dabei in der Regel breiter und stärker verdickt als die seitlichen Abzweigungen. Abweichend von Van Tieghem und H. Douliot[1]), die folgende Angaben machen „... l'endoderme, lequel est renforcé par un puissant réseau sus-endodermique souvent double. Le reste de l'écorce est dépourvu de bandes," und abweichend von Seward und Gowan, die über diesen Punkt nichts mitteilen, habe ich auch noch in einigen von der Endodermis entfernteren Rindenzellen Verdickungsbänder gefunden, die aber schmaler waren und nicht durch die ganze Zellage zu verfolgen waren. Den Perizykel fand ich dreireihig, während Seward und Gowan 7—8 und Van Tieghem und H. Douliot 8—10 Lagen dafür angeben. Bezüglich der Xylemanfänge weichen meine Untersuchungen ebenfalls zum Teil von denjenigen der genannten Forscher ab. Ich fand bei meinem Material, das ich auf Grund dieser widersprechenden Literaturangaben zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Pflanzen gesammelt habe, immer nur sehr wenige primäre Wurzeln und bei denen ausschließlich Diarchie. Bei Van Tieghem und H. Douliot lese ich Seite 349, „La racine terminale du Ginkgo biloba a, dans son cylindre central, six faisceaux ligneux disposés en un rectangle allongé autour d'une moelle, quatre aux sommets et deux au milieu

1) Van Tieghem et H. Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Annales des sciences naturelles, sér. 7 Bot. T VIII. S. 349.

des grands côtés", und Seite 350 „dans les radicelles primaires, le cylindre central est binaire et le péricycle n'a que trois assises en face des faisceaux ligneux confluents". Demnach scheint es, als ob zwei primäre Wurzeltypen bei Ginkgo biloba ausgebildet werden. Die zuerst angelegten Gefäße sind spiralig ausgesteift: die späteren sind denen der sekundären Wurzel homolog. Zentripetal schließen sich die beiden Xylemanfänge zu einer Xylemplatte zusammen. Kristalldrusen kommen nur vereinzelt im Zentralzylinder vor.

Die sekundäre Wurzel ist von einem breiten Korkmantel umgeben. Ihr Phloëm wird von zahlreichen im Querschnitt fast rechteckigen Sklerenchymfasern durchzogen, die eine sehr beträchtliche Länge haben und nur in ihren äußeren Schichten verholzt sind. Ihr Lumen ist nur gering, aber selten fast verschwindend. wie es für die gleichen Fasern von Zamia typisch war. Das Holz bildet einen kompakten Körper, läßt deutlich Jahresringe erkennen und weist einreihige aus mehr oder weniger radial gestreckten Zellen bestehende Markstrahlen auf. Sofern die Gefäße an die Markstrahlen grenzen, sind sie mit einfachen Tüpfeln versehen, im übrigen sind sie untereinander an ihren Radialwänden durch Hoftüpfel verbunden. Aussteifungen der Gefäße sind nicht vorhanden. Von der zwischen den Xylemanfängen in zentripetaler Folge gebildeten Xylemplatte ist das in zentrifugaler Folge durch das Kambium gebildete Holz durch eine oder zwei Zellen breites Parenchym getrennt, zuweilen aber stoßen auch beide Holzteile unmittelbar zusammen. Ich fand Diarchie und Triarchie. Seward und Gowan geben für Wurzeln niederer Ordnung auch 4, 5 und 6 Xyleman-

fänge an. Kristalldrusen sind auch in der sekundären Wurzel nur selten.

Klasse Coniferae.

Fam. Taxaceae.

Unterfam. Podocarpoideae.

Podocarpeae.

Podocarpus.

12 Arten wurden untersucht:

Podocarpus andina
„ capensis
„ dacryoides
„ ferruginea
„ elongata
„ koraiana
„ latifolia
„ Makii lutea
„ nereifolia
„ spinulosa
„ taxifolia
„ Totara

Ein Merkmal, das unter den von mir untersuchten Arten ausschließlich den Podocarpusarten zukommt, liefern die über den Xylemanfängen verlaufenden perlschnurähnlichen Reihen halbkugelförmiger oder warzenartiger Kurzwurzeln. Die Literatur über diese Erscheinung ist umfangreich; eine ziemlich erschöpfende Beschreibung haben meines Wissens zuerst Van Tieghem und H. Douliot[1]) gegeben. Diese Kurzwurzeln entstehen in gleicher Weise über den Xylemanfängen

1) l. c. Seite 352.

wie jede normale Nebenwurzel, nur in weit größerer Anzahl, werden indessen bald in ihrer Entwicklung gehemmt und erreichen daher nur diese geringe Länge. Eine Wurzelhaube ist nicht wahrzunehmen. In jedem Würzelchen sondern sich Zentralzylinder, Rinde und eine epidermale Schicht ab. Zentralzylinder und Rinde sind durch die verkorkte Endodermis getrennt. Die epidermale Schicht ist in der Regel einreihig und nur an der Basis der Kurzwurzel zuweilen zweireihig, ist verdickt und verkorkt und führt nicht selten in ihren Zellen Harzstoffe. Ihre Zellwände sind frei von spiralig und netzartig verlaufenden Verdickungen, während alle übrigen Rindenzellen damit ausgesteift sind. Nach Van Tieghem und H. Douliot bildet sich im Perizykel eine kambiale Zelllage, die alle Bestandteile der Kurzwurzel außerhalb von dieser Lage abwirft und den übrig gebliebenen Teil des Zentralzylinders mit der Mutterwurzel verbindet.

Sven Berggren[1]) legt den Kurzwurzeln die Bedeutung eines velamen radicum bei, wie es bei den Luftwurzeln der Orchideen und Aroideen auftritt. Eine Tatsache, die über die biologischen Verhältnisse dieser Wurzeln Licht verbreiten könnte, lassen die bisher genannten Autoren noch unerwähnt, daß nämlich in den Rindenzellen intrazellulares Mycel reichlich vorkommt und oft in „unregelmäßige und knollenartige Körper[2]) endigt. Eine eingehende Beschreibung und physiologische Deutung dieser Symbiose hat K. Shibata ge-

1) Sven Berggren, Wurzelbildungen bei Coniferen, nach Just's Botanischem Jahresberichte 1887 II Seite 609.

2) K. Shibata, Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen, Jahrbücher f. wissensch. Botanik 1902. Seite 645.

liefert, es liegt jedoch nicht im Interesse dieser Arbeit näher darauf einzugehen. Von A. T. Baldini[1]) liegt die Angabe vor, daß die Kurzwurzeln einen lückenreichen Bau zeigen und nach außen kurze Trichome treiben. Wenn mit dem lückenreichen Bau Interzellularen gemeint sind, so stimmen meine Beobachtungen damit nicht überein; die Zellmembranen stießen vielmehr bei meinem Material lückenlos zusammen. Da aber in dem betreffenden Berichte der spiraligen und netzartigen Aussteifungen der Rindenzellen in keiner Weise Erwähnung getan wird, liegt die Vermutung nahe, daß hier ein Irrtum vorliegt. Trichome habe ich ebenfalls nicht bemerken können und finde auch von anderen Autoren keine Angaben darüber; sie müßten, falls sie ausgebildet werden, nur selten auftreten und schon sehr schnell wieder zugrunde gehen.

Einzelne dieser Kurzwurzeln haben das Vermögen, in die Länge zu wachsen, und stellen dann normale primäre Wurzeln dar.

Prim. Wurzel. Wurzelhaare trifft man nur in seltenen Fällen noch an, da sie, wie fast allgemein bei den Coniferen, sehr früh abgeworfen werden. Von Tubeuf[2]) hat zahlreiche Wurzelhaare bei Podocarpus nageia gefunden. Die äußeren Zellreihen der prim. Wurzeln lassen eine Epidermis nicht besonders erkennen und bestehen gegenüber denen der inneren Rinde aus kleineren Zellen, die oft versintern und abgeworfen werden. Auf sie folgt eine Zelllage, deren Zellen bald im ganzen Umkreise oder nur an einzelnen Stellen der Reihe verkorkt sind, bald aber auch gänzlich unver-

1) Nach Just's Botanischem Jahresbericht 1887 II Seite 609.
2) l. c. S. 175.

korkt bleiben können. Im ersten Falle dürfen wir diese Zellage als Hypodermis ansprechen. Wir finden, falls eine Hypodermis ausgebildet ist, auch hier denselben Unterschied gegenüber den Cycadaceen, den wir schon für Ginkgo feststellen konnten. Sklerenchymfasern fehlen gänzlich. Abgesehen von den äußeren aus kleineren Zellen bestehenden Zellreihen sind die Rindenzellen durchweg mit spiralig verlaufenden oder netzartigen Verdickungsstreifen versehen. Bei Podocarpus koraiana waren diese Streifen sehr zart, und nur in der innersten Zellschicht verliefen parallel zur Endodermis einfache oder doppelte Verdickungsbänder von größerer Dicke. Die Endodermiszellen führen oft Inhaltsstoffe (Harze). Der Perizykel ist ungefähr dreireihig. An Xylemanfängen fand ich 2—3. Sie werden zunächst aus spiralig oder netzartig versteiften, später nur aus getüpfelten und zuweilen auch noch mit sehr zarten Spiralen versehenen Gefäßen gebildet, schließen sich entweder zentripetal oder lassen Parenchym zwischen sich. Sofern zwei getüpfelte Gefäße aneinander zu liegen kommen, können Hoftüpfel auftreten. Vor allen untersuchten Arten zeichnen sich die primären Wurzeln von Pod. andina und Pod. taxifolia dadurch aus, daß seitlich im Zentralzylinder alternierend mit den Xylemanfängen schizogene Gänge auftreten (Fig. 8). Kristalle fehlen vollständig.

Unter normalen Verhältnissen dauert das primäre Stadium einer Wurzel in der Regel nur kurze Zeit; es entsteht in geringer Entfernung vom Scheitel in der üblichen Weise im Perizykel ein Korkkambium, wodurch die Rinde abgestoßen wird. Wenn unnormale Verhältnisse statthaben, indem Wasser im Überfluß den

Wurzeln zur Verfügung steht, so erhält das primäre Stadium eine ganz beträchtliche Länge und größeren Durchmesser; die Zellen sind meist sphaerisch; eine Hypodermis fehlt dann im allgemeinen.

Sek. Wurzel. Das Gewebe der sekundären Wurzel ist im Vergleich zu dem gleichen der Cycadaceen kleinzelliger und widerstandsfähiger. Der Korkmantel, der die Wurzel umgibt, ist meist nicht breit. Er wird mit der Zunahme des Phloëms infolge des Dickenwachstums durch einen anderen ersetzt, der im Innern des Phloëms aus einem neuen Korkkambium entspringt. Bei Podoc. ferruginea beobachtete ich eine Art Schuppenborkebildung. Die Holzelemente des sek. Phloëms erlauben eine Unterscheidung verschiedener Gruppen von Arten der Gattung Podocarpus. P. andina, P. dacryoides, P. koraiana, und P. taxifolia weisen Sklereiden auf; daneben sind Sklerenchymfasern entweder vorhanden, oder sie fehlen, was weitere Unterscheidung in systematischer Hinsicht ermöglicht. Die übrigen untersuchten Arten haben nur verholzte im Querschnitt fast rechteckig erscheinende Sklerenchymfasern mit engem Lumen. P. andina und P. taxifolia führen außerdem, wie auch in der primären Wurzel, schizogene Gänge im Phloëm (Fig. 9). Der Holzzylinder ist in der Regel auch über den Xylemanfängen geschlossen bei diarchen Wurzeln anscheinend früher als bei polyarchen. Die Gefäße sind einfach getüpfelt oder mit Hoftüpfeln versehen, bei P. koraiana zeigten sie außerdem noch zarte Spiralaussteifungen, was für die Wurzeln von P. ferruginea nur zum Teil zutraf. Markstrahlen sind einreihig. Das parenchymatische Gewebe, das in der Regel das aus dem Kambium in zentrifu-

galer Folge gebildete Holz von der zentralen Xylemplatte trennt, kann zuweilen auch fehlen (P. koraiana). Jahresringe sind immer zu erkennen. Kristalle kommen nicht vor.

Podocarpus andina. Prim. Wurzel diarch. 2 schizogene Gänge alternierend mit den beiden Xylemanfängen, Sek. Wurzel tetrarch. Unregelmäßig angeordnete schizogene Gänge im sek. Phloëm; in jedem Quadranten, der entstand, wenn man ein Koordinatensystem durch die 4 Xylemanfänge gelegt dachte, traten 2. 3 oder 4 solcher Gänge auf. Wenig Sklereiden.

Podocarpus capensis. In der sekundären Wurzel zahlreiche Sklerenchymfasern, Sklereiden sehr selten.

Podocarpus dacryoides. Sekundäres Phloëm schmal. mit einem geschlossenen Ring von Sklereiden und mit Sklerenchymfasern versehen.

Podocarpus ferruginea. Im sek. Phloëm nur Sklerenchymfasern.

Podocarpus elongata. Im sek. Phloëm nur Sklerenchymfasern.

Podocarpus koraiana. Primäre Rindenzellen im allgemeinen mit sehr zarten Spiralaussteifungen versehen. nur die innerste über der Endodermis liegende Schicht führt einfache oder doppelte breitere Bänder, die ungefähr parallel zur Richtung der Zelllage verlaufen. Im sekundären Phloëm Sklerenchymfasern selten, Sklereiden etwas häufiger. Gefäße mit zarten Spiralen versteift.

Podocarpus latifolia. Im sek. Phloëm zahlreiche Sklerenchymfasern.

Podocarpus Makii lutea. Sklerenchymfasern nicht zahlreich.

Podocarpus nereifolia. Sklerenchymfasern zahlreich.

Podocarpus spinulosa. Sklerenchymfasern zahlreich.

Podocarpus taxifolia. Prim. Wurzel triarch, 3 schizogene Gänge mit den Xylemanfängen alternierend. Im sek. Phloëm unregelmäßig angeordnete schizogene Gänge; Komplexe von Sklereiden in älteren Wurzeln; keine Sklerenchymfasern.

Podocarpus Totara. Sklerenchymfasern zahlreich.

Unterfam. Phyllocladoideae.

Phyllocladus

Ph. trichomanoides. Prim. Wurzel. Wurzelhaare trifft man hier weit häufiger als bei Podocarpus; sie sind schmal und werden sehr lang. Die äußerste Zelllage besteht oft aus tangential etwas gestreckten und unverdickten Zellen. Darunter liegt die Hypodermis, die in der Regel aus einer Zellreihe besteht, aber nicht kontinuierlich ausgebildet ist. Ihre Zellmembranen können häufig auch verdickt sein. Spiralverdickungen der Rindenzellen kommen den primären Wurzeln von Phyllocladus in gleicher Weise zu, wie ich es für Podocarpus beschrieben habe; es fehlt ebenfalls wie den meisten Podocarpusarten ein über alle radialen Zellwände verlaufendes Verdickungsband, ein réseau sus-endodermique [1]). Endotrophe Mykorrhiza ist immer vorhanden.

1) Vgl. auch Van Tieghem und H. Douliot, l. c. S. 351.

Der Perizykel setzt sich aus drei Zellreihen zusammen. Ich fand nur Diarchie. Die ersten Gefäße sind spiralig oder netzartig verdickt, die späteren getüpfelt. Kristalldrusen sind sehr selten.

Sek. Wurzel. Außer den langgestreckten, englumigen und verholzten, im Querschnitt rechteckigen Sklerenchymfasern kommen im Phloëm noch verholzte Phloëmzellen vor, die wahrscheinlich bei längerem Dickenwachstum zu Sklereïden sich ausgestalten. Die Membranen der Phloëmzellen wie der Gefäße erscheinen reichlich dick, die der letzteren sind mit Tüpfeln oder Hoftüpfeln versehen. Jahresringe sind zu unterscheiden. Kristalle wie in der prim. Wurzel selten.

Unterfam. Taxoideae
Cephalotaxeae.

Cephalotaxus.

Untersucht wurden 2 Arten:

Cephalotaxus drupacea
„ pedunculata.

Prim. Wurzel. Bezüglich der Wurzelhaare kann ich die Beobachtungen von Tubeuf's nur bestätigen. Er sagt[1]): „Die Haare von Torreya und Cephalotaxus, die sich sehr ähnlich sind, besitzen eine sehr breite Basis und erscheinen daher meist konisch. Sie sind ziemlich kurz und bedecken das Würzelchen im Ruhezustande bis dicht hinter die Vegetationsspitze". Ich bemerke noch, daß sie in sehr großer Anzahl auftreten, aber nicht etwa aus den Zellen einer Epidermis, also

1) l. c. S. 175.

der ursprünglich äußersten Schicht, sondern aus denen einer darauf folgenden Zellreihe, wie beigefügte Abbildung zeigt (Fig. 10.). Es sind also sekundäre Wurzel-

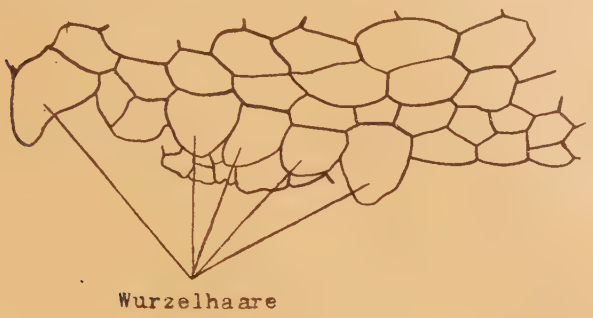

Fig. 10.

haare, woraus auch die Tatsache erklärlich wird, daß sie selbst bei älteren primären Wurzeln noch vorhanden sind. Hypodermis 1—2 reihig. Die darauf folgenden Rindenzellen sind spiralig verdickt aber weniger auffällig als bei Podocarpus. Ein Verdickungsband der radialen Wände, réseau sus-endodermique, zeichnet die innerste Zellreihe der Rinde aus. Der Perizykel ist 3 reihig. 2—3 Xylemanfänge mit zunächst spiralig und netzartig verdickten, später getüpfelten und mit zarten Spiralen versehenen Gefäßen werden angelegt und schließen sich zentripetal zusammen.

Sek. Wurzel. Die Phloëmzellen sind in radialen Reihen angeordnet, teilweise netzartig verdickt und getüpfelt, nur sehr selten verholzt. Sklerechymfasern fehlen ganz. Der Holzkörper ist kompakt und läßt auch im Zentrum kein Parenchym zwischen der Xylemplatte und dem kambial entstandenen Holze, dessen Gefäße hofgetüpfelt und mit zarten Spiralen ausge-

steift sind. Die Markstrahlen sind einseitig. Jahresringe heben sich deutlich ab.

Unterschiede der beiden Arten konnten hinsichtlich der Wurzelanatomie nicht festgestellt werden.

Taxeae.

Torreya.

Torreya californica. Prim. Wurzel. Bei meinem Material fehlten Wurzelhaare ganz. Doch hat von Tubeuf[1]) sie zahlreich angetroffen (Vergl. die Angaben über Cephalotaxus). Die Hypodermis ist 1—2reihig. oft zeigen ihre Zellen verdickte Membranen. Ein unverkennbares Charakteristikum der primären Wurzel für Torreya ist darin gegeben, daß hier, worauf schon Strasburger[2]) und Van Tieghem[3]) für Torreya nucifera hingewiesen haben, in den auf die Hypodermis folgenden 2—3, zuweilen sogar 2—5 Zellreihen der Rinde starke Verdickungsbänder auftreten, während die übrigen Lagen gänzlich davon frei bleiben mit Ausnahme der innersten über der Endodermis gelegenen, deren Zellen mit sehr dicken über alle Radialwände verlaufenden und sich nicht verzweigenden Verdickungsbändern — Van Tieghem spricht von cadres très épais — ausgestattet sind. Endotrophe Mykorrhiza ist auch hier vorhanden. Über den Zentralzylinder ist nichts zu bemerken, was von den bisher beschriebenen Wurzeln abweicht.

Sek. Wurzel. Ein zweites sicheres Merkmal für Torreya ist in dem Vorkommen eigentümlicher Sklerenchymfasern gegeben. Diese treten immer nur einzeln

1) l. c. S. 171.

2) Strasburger, Die Koniferen und die Gnetaceen. S. 347.

3) l. c. S. 194.

im Phloëm auf und endigen mit scharfen Spitzen. Ihr anfänglich großes Lumen schwindet sehr schnell durch Verdickung der Membranen, die Holzreaktion geben. Ihre Oberfläche ist dicht besät mit kleinen rhombisch gestalteten Kristallen aus Kieselsäure. Die Gefäße haben sehr dicke Membranen, sind untereinander mit Hoftüpfeln verbunden und mit zarten Spiralen ausgesteift.

Taxus.

Untersucht wurden:

Taxus baccata

Taxus baccata f. fastigiata (= T. hibernica).

Prim. Wurzel. Wurzelhaare sind verhältnismäßig wenig zahlreich ausgebildet, granuliert und gehen aus der verhältnismäßig großzelligen obersten Zelllage hervor. Die Zellen dieser Lage färben sich in ihren Radial- und inneren Tangentialwänden meist mit Sudan III rot. Eine Hypodermis ist nicht rings zusammenhängend entwickelt, sondern nur in einzelnen Zellen oder Zellgruppen vorhanden. Außerdem sind noch einzelne in der Rinde zerstreute, regelmäßig gestaltete Zellen verkorkt. Aussteifungen fehlen den Rindenzellen mit Ausnahme der innersten Zelllage, die auf ihren Radialwänden einfache sich nicht verzweigende Verdickungsbänder aufweist. Auch in der Rinde von Taxus kommt endotrophe Mykorrhiza vor. Perizykel 2—3 reihig. Die Wurzel besaß immer nur 2 Xylemanfänge, deren älteste Gefäße spiralig und netzartig versteift, deren jüngere getüpfelt und mit keiner Versteifung ausgerüstet waren.

Sek. Wurzel. Eigentümliche Verhältnisse zeigt

das sekundäre Phloëm. Strasburger[1]) hat hierüber folgende zutreffende Angaben gemacht: „Bei Taxus wechseln vier solche ⟨konzentrische[2])⟩ Reihen mit einander ab: eine Reihe langgezogener, bastfaserähnlicher Zellen, die aber nur verhältnismäßig schwach verdickt und durch eigentümliche schwarz erscheinende Granulationen an den Wänden ausgezeichnet sind; dann eine Reihe Bastgefäße mit den charakteristischen Siebporen an den Seitenwänden, dann eine Reihe Bastparenchym, wieder eine Reihe Bastgefäße und endlich von neuem eine Reihe bastfaserähnlicher gestreckter Zellen mit den granulierten Wänden". Nach ihm soll die Granulation nicht von Körnchen gebildet werden, die der Zellwand anliegen, sondern von dicht aneinanderstehenden „knötchenförmigen unregelmäßigen Verdickungen der Zellwand, welche in das Lumen der Zelle vorspringen". Die sekundären Gefäße sind getüpfelt und mit zarten Spiralen versehen, die in den jüngsten Gefäßen der primären Wurzel wie erwähnt fehlen im Gegensatz zu Cephalotaxus. Markstrahlen einreihig. Jahresringe heben sich sehr scharf ab.

Die Wurzeln von T. baccata und T. hibernica unterscheiden sich nicht.

1) l. c. S. 351.
2) Von mir eingefügt.

II. Allgemeiner Teil.

Primäre Wurzel.

Infolge ihrer Entwicklungsgeschichte[1]) fehlt den Koniferen wie den Cycadaceen eine echte Epidermis. Zuweilen und vor allem bei den Cycadaceen tritt eine sekundäre Epidermis auf, die sich durch ihre oft stark verdickten äußeren tangentialen und radialen Zellwände von den übrigen Zelllagen abhebt. Sie ist aber nur selten rings zusammenhängend und scheint in Relation mit der Hypodermis zu stehen, indem beide Gewebearten in ihrer Funktion sich unterstützen.

Die Tatsache, daß die ursprünglich äußerste Zellschicht sehr bald abgestoßen wird, verhindert nicht die Bildung von Wurzelhaaren. Nur sind es Wurzelhaare mehr sekundärer Natur gegenüber denen der Angiospermen. Darum möchte sie Noélle[2]) als Endotrichien bezeichnet wissen. Sie können selbst aus Zellreihen entstehen, die noch garnicht die Oberfläche der Wurzel bilden; die darüberliegende Zelllage wird dann durch das radiale Wachstum bestimmter Zellen, die

1) Vergl. Strasburger, l. c. S. 342ff.; Reinke, l. c. S. 10; Noelle, l. c. S. 76.

2) l. c. S. 79.

sich zu Wurzelhaaren entwickeln, in die Höhe gehoben und abgestoßen.

Eine Hypodermis fand ich in allen Wurzeln, sofern sie unter normalen Verhältnissen lebten. Von Alten vermag für die von ihm untersuchten Wurzeln mehrere Typen von Hypodermen nach der Anzahl der Schichten und nach den Größenverhältnissen der einzelnen Zellen gleicher oder verschiedener Schichten aufzustellen. Für die von mir untersuchten Wurzeln ist dies in dem Umfange nicht möglich. Die Hypodermiszellen der Cycadaceen, Ginkgoaceen und Taxaceen unterscheiden sich in ihrer Gestalt wesentlich weder untereinander noch von den übrigen Rindenzellen: nur in der Anzahl der Zelllagen habe ich allerdings einen durchgreifenden Unterschied feststellen können zwischen den Cycadaceen einerseits und Koniferen und Ginkgo andererseits. Die Hypodermen der ersteren sind mehrreihig, die der letzteren ein- bis höchstens zweireihig.

Die Anzahl der Zellreihen der primären Rinde ist oft verschieden; prüft man aber das Verhältnis der Zelllagen der Rinde und des Zentralzylinders, so zeigt sich, daß dieses annähernd konstant bleibt für die betreffende Art und Gattung. Dadurch, daß die Rinde bald in allen Zellen spiralig verdickt ist (z. B. Podocarpus) oder nur bestimmte Zelllagen, entweder äußere (Torreya) oder innere (Taxus), mit Verdickungsbändern ausgezeichnet sind, oder solche mechanischen Elemente gänzlich fehlen (Cycadaceen), sind systematisch verwendbare Merkmale gegeben. Vor allem gilt dies auch von der Art der Sklerenchymfasern, die in der primären Rinde verlaufen, auf deren Unterschiede in Sonderheit wie beigefügte Bestimmungstabelle zeigt, eine Trennung

der einzelnen Gattungen der Cycadaceen auf Grund ihrer Wurzelanatomie beruht.

Der Zentralzylinder zeigt, wenn man die einzelnen Gattungen und Arten vergleicht, im allgemeinen keine nennenswerten Unterschiede. Nur bei zwei Podocarpusarten treten schizogene Gänge auf (Podoc. andina, Podoc. taxifolia). Die Zahl der Xylemanfänge bleibt in der Regel nur gering. Zuerst werden Gefäße mit engem Lumen und spiraliger oder netzartiger Versteifung angelegt; die späteren nehmen an Lumen zu und zeigen meist mehr und mehr den Charakter der sekundären Gefäße.

Seit Tschirch unterscheidet man bei den primären Wurzeln zwei Typen, denen v. Alten[1]) die Bezeichnung Ernährungs- und Bereicherungswurzeln gibt. Dieser Unterschied in der Funktion mag für sehr viele Wurzeln zutreffen, allgemein läßt er sich indessen nicht durchführen. Bei dem von mir untersuchten Wurzelmaterial habe ich in dieser Hinsicht bei den meisten Wurzeln keine scharfe Sonderung feststellen können und darf daher annehmen, daß die primären Wurzeln beide Aufgaben zugleich erfüllen, zumal da ich an verschiedenen Wurzeln vorletzter und niederer Ordnung noch in erheblicher Entfernung von dem Scheitelpunkte Wurzelhaare vorgefunden habe. Für Podocarpus haben die Kurzwurzeln zweifellos ausschließlich ernährende Bedeutung, worauf auch das zahlreiche Mycel hinweist. Da aber in ihren Mutterwurzeln Mycel gefunden wird und außerdem Wurzelhaare vorhanden sind, was als Eigenschaften von Ernährungswurzeln anzusehen ist,

1) Inaug. Diss. S. 94.

so können auch Kurzwurzeln und normale Wurzeln nicht als Ernährungs- und Bereicherungswurzeln einander gegenübergestellt werden.

Die Luftwurzeln, die bei den Cycadaceen als Modifikation der Terminalwurzeln auftreten, zeigen bei allen Gattungen den gleichen Typus. Bald vegetieren interzellular in einer mittleren Rindenschicht symbiotisch Algen und rufen dann eine Streckung der Zellen der betreffenden Lage in radialer Richtung hervor, bald fehlen sie, in welchem Falle die Luftwurzel in der Regel nur wenig entwickelt ist. Bezüglich der Verzweigung der Luftwurzel verweise ich auf den speziellen Teil.

Sekundäre Wurzel.

Stets umgibt ein Korkmantel die sekundäre Wurzel. seine Zellen sind von rechteckiger Gestalt. in radialen Reihen angeordnet und gehen aus einem Phellogen hervor.

Das sekundäre Phloëm mit der mannigfaltigen Zusammenstellung seiner Elemente ist für eine systematische Untersuchung von Bedeutung. wenigstens gilt dies für die Wurzeln der Taxaceen.

Die Gefäße, die den sekundären Holzkörper bilden. werden bei den Taxaceen und bei Ginkgo in ununterbrochener radialer Folge aus dem gleichen Kambium angelegt. Für die Wurzeln der Cycadaceen scheint dies nur für eine gewisse Zeit zu gelten, danach aber soll das Kambium seine Tätigkeit einstellen und durch ein neues außerhalb von ihm gelegenes ersetzt werden u. s. f. analog dem Dickenwachstum des Stammes. Hierüber habe ich keine Untersuchung anstellen können, da mir entsprechend altes Material nicht geliefert werden konnte; ich glaube auch nicht, daß diese Erscheinung

für die Bestimmung der betreffenden Pflanzen nach ihrer Wurzelanatomie wesentlich ist. Das Holz der Taxaceen und Ginkgowurzeln schließt sich im Gegensatz zu dem der Cycadaceen im allgemeinen sehr bald zu einem kompakten Holzzylinder zusammen. Die Gefäße sind teils nur getüpfelt (z. B. Cycas, Encephalartos, Ginkgo, Phyllocládus, Podocarpus außer P. koraiana und P. ferruginea), teils mit starken Spiralbändern (z. B. Zamia) oder nur mit zarten Aussteifungen (z. B. Cephalotaxus, Torreya, Taxus) versehen. Jahresringe sind charakteristisch durch ihr Auftreten für die Taxaceen und Ginkgo, durch ihr Fehlen für die Cycadaceen.

Bestimmungstabelle.

Eine vollständige und zuverlässige Systematik der Cycadaceen, Ginkgoaceen und Taxaceen auf Grund der Wurzelanatomie durchzuführen, ist unmöglich. Die aufgestellte Tabelle gibt daher in der Hauptsache nur eine Unterscheidung der Gattungen und nur in wenigen Fällen eine solche der Arten.

A.	Luftwurzeln vorhanden; Hypodermis mehrreihig; Jahresringe sind nicht zu unterscheiden; in beiderlei Wurzelstadien immer Kristalle.	Cycadaceae.
I.	Sklerenchymfasern fehlen in prim. Rinde.	Cycas, Lepidozamia, Stangeria paradoxa.
a.	Sek. Phloëm weist regelmäßig gestaltete verholzte Zellen nicht auf. Die über der Endodermis gelegene Rindenzellschicht ist bei langen älteren prim. Wurzeln mit Verdickungsbändern versehen.	Cycas revoluta.
b.	Sek. Phloëm zeigt regelmäßig gestaltete verholzte Zellen.	Cycas circinalis, Cycas sphaerica, Lepidozamia.
1.	Sklerenchymfasern des sek. Phloëms ganz oder nur in den äußeren Schichten verholzt.	Lepidozamia.
2.	Sklerenchymfasern des sek. Phloëms nur in den äußeren Schichten verholzt.	Cycas circinalis, Cycas sphaerica.
α.	Im unverholzten Gewebe Kristalldrusen.	Cycas circinalis.
β.	Im unverholzten Gewebe rhombische Kristalle.	Cycas sphaerica.
c.	Im sek. Phloëm schizogene Gänge.	Stangeria paradoxa.
II.	Sklerenchymfasern in prim. Rinde vorhanden.	Ceratozamia Dioon, Encephalartos, Za- [mia.]
a.	Sklerenchymfasern der prim. Rinde im Querschnitt nicht rings verdickt und verholzt.	Ceratozamia, Dioon.
1.	Sklerenchymfasern ziemlich kurz; nur ihre äußeren Tangentialwände und zuweilen auch ihre Radialwände verdickt und verholzt. Sek. Gefäße nur getüpfelt.	Ceratozamia.

2.	Nur wenige Sklerenchymfasern wie 1 gestaltet. Wenn mehrere Zellwände der Faser verdickt und verholzt sind, so stoßen sie doch meist nicht zusammen; in der Regel ist nur eine Zellwand entweder ganz verdickt und verholzt oder auch nur mit schmalen, in der Längsrichtung verlaufenden, verholzten Verdickungsstreifen versehen.	Dioon spinulosum.
3.	Sklerenchymfaserzellen weisen an allen Wänden nur schmale verholzte Verdickungsstreifen auf.	Dioon edule.
b.	Sklerenchymfasern der prim. Rinde mit rings verdickten und verholzten Membranen.	Encephalartos, Za-[mia.]
1.	Sekund. Gefäße ohne Versteifung	Encephalartos
2.	„ „ mit ring- oder spiralförmigen Versteifungen.	Zamia.
B.	Luftwurzeln fehlen; Hypodermis ein- bis höchstens zweireihig; Jahresringe deutlich vorhanden; Selten Kristalle.	Ginkgoaceae. Taxaceae.
I.	Nur bestimmte Zelllagen der Rinde der prim. Wurzel sind mit Verdickungen oder Versteifungen versehen.	Ginkgo, Taxus, Torreya.
a.	Die beiden innersten Zelllagen der prim. Rinde zeigen immer starke Verdickungsbänder, die sich auch verzweigen; dünnere Verdickungsbänder können auch in Zellen der mittleren Rindenzellagen auftreten. Sklerenchymfasern der sek. Wurzel nur in der äußeren Schicht verholzt; sek. Gefäße ohne Aussteifungen.	Ginkgo biloba.

b.	Nur die innerste Zelllage der prim. Rinde zeigt Verdickungsbänder, die einfach und ohne sich zu verzweigen über den Radialwänden verlaufen.	Taxus.
c.	Verdickungsbänder kommen sowohl den Zellen der innersten über der Endodermis liegenden Zelllage wie 2—3 unter der Hypodermis liegenden Zelllagen der pr. Rinde zu. In dem sek. Phloëm spitz endigende, verholzte und mit kleinen rhombischen Kieselsäure-Kristallen besetzte Sklerenchymfasern.	Torreya.
II.	Alle Rindenzellen der prim. Wurzel sind spiralig versteift.	Cephalotaxus, Phyllocladus, Podocar-
a.	Die innerste Zelllage der prim. Rinde ist ausgezeichnet durch ein stärkeres Verdickungsband, das über den Radialwänden der Zellen verläuft. Sek. Gefäße mit zarten Spiralen versehen.	[pus.] Cephalotaxus, Podocarpus koraiana.
1.	Konische kurze Wurzelhaare, Sklerenchymfasern fehlen der sek. Wurzel ganz.	Cephalotaxus.
2.	Sklerenchymfasern in der sek. Wurzel spärlich, Sklereiden etwas häufiger. Kurzwurzeln in großer Anzahl über den Xylemanfängen	Podoc. koraiana.
b.	Prim. Rindenzellen gleichmäßig versteift.	Phyllocladus Podocarpus (mit Ausnahme von Pod. ko-
1.	Keine Kurzwurzeln über den Xylemanfängen; Wurzelhaare können sehr spät noch vorhanden sein.	[raiana).] Phyllocladus.
2.	Kurzwurzeln vorhanden; Wurzel-	

	haare werden sehr früh abgeworfen.	Podocarpus.
α.	Schizogene Gänge im prim. und sek. Phloëm.	Podoc. andina, „ taxifolia.
$\alpha\alpha$.	Wenige einzelne Sklereiden im sekund. Phloëm.	Pod. andina.
$\alpha\beta$.	Komplexe von Sklereiden im sekund. Phloëm.	Pod. taxifolia.
β.	In dem sek. Phloëm zahlreiche Sklerenchymfasern; keine schizogenen Gänge.	Pod capensis; P. ferruginea, P. elongata, P. nereifolia, P. spinulosa, P. Totara.
$\beta\alpha$.	Außerdem selten Sklereiden	P. capensis.
γ.	Sklerenchymfasern im sekund. Phloëm nicht zahlreich.	P. Makii lutea, P. dacryoïdes.
$\gamma\alpha$.	Keine Sklereiden	P. Makii lutea.
$\gamma\beta$.	Sek. Phloëm schmal mit geschlossenem Ring von Sklereiden.	P. dacryoides.

Literaturverzeichnis.

1. von Alten, Beiträge zur vergl. Anatomie der Wurzeln. Inaug. Diss. Göttingen 1908.
2. —, Wurzelstudien. Bot. Zeitung 67, 1909.
3. A. T. Baldini, nach Just's Bot. Jahresbericht 1887 II. S. 609.
4. Engler, Syllabus der Pflanzenfamilien 1909.
5. Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien.
6. Freidenfeldt, Der anatomische Bau der Wurzeln in seinem Zusammenhang mit dem Wassergehalt des Bodens. Bibl. bot. Heft 61.
7. Mettenius, Beiträge zur Anatomie der Cycadeen, Abh. d. math. u. phys. Klasse d. Kgl. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. VII 1865.
8. W. Noelle, Studien zur vergl. Anatomie und Morphologie der Koniferenwurzeln mit Rücksicht auf die Systematik. Inaug. Diss. Göttingen 1910.
9. J. Reinke, Morphologische Abhandlungen, Leipzig 1873.
10. H. Schacht, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Wurzel, Flora No. 17, 1853.
11. Seward, A. C., and Gowan, Miß I, The Maidenhair Tree (Ginkgo biloba) Annal. of Botany 1900.
12. K. Shibata, Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen, Jahrb. f. wissensch. Botanik 1902.
13. Strasburger, Die Coniferen und die Gnetaceen, Jena 1872.
14. Sven Berggren, nach Just's Bot. Jahresbericht 1887 II. S. 609.
15. Van Tieghem, Recherches sur la symmétrie de structure des plantes vasculaires, Annales des sciences naturelles, 5. série, Botanique, Tome XIII. 1871.
16. Van Tieghem et H. Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires, Annal. des sciences naturelles, 7. série, Botanique, Tome VIII. 1888.
17. Von Tubeuf, Die Haarbildungen der Coniferen, Forstl-naturwissensch. Zeitschrift Bd. V. 1896.
18. Worsdell, The comparative anatomy of certaine spezies of Encephalartus, Transact. Linn. Soc. London vol. II, XIV 1900.
19. —, The comparative Anatomy of certain Genera of the Cycadaceae. Jour. Linn. Soz. Bot. vol. XXXIII 1898.

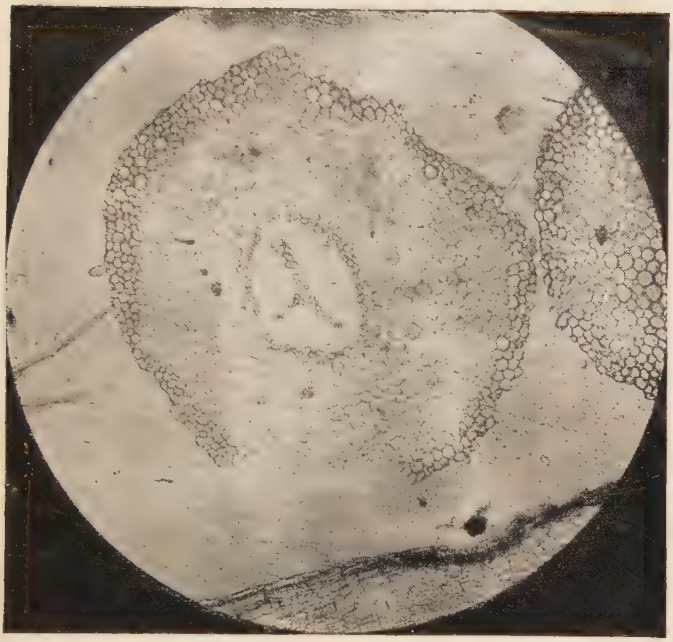

Fig. 1.

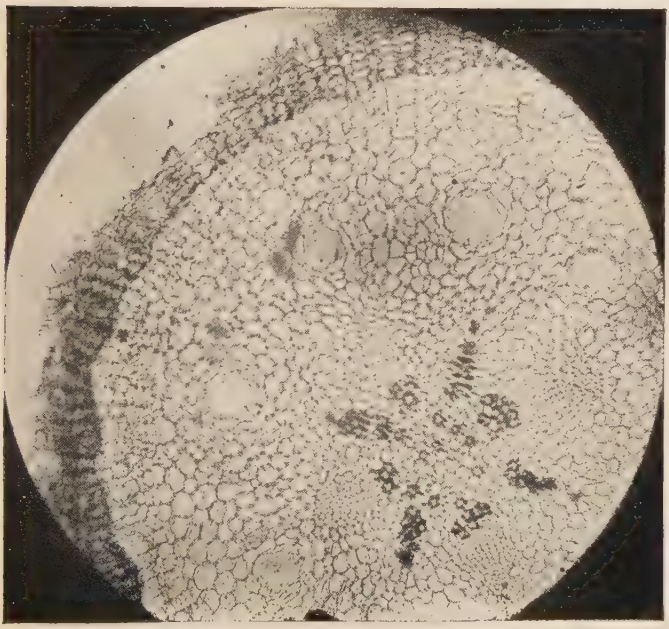

Fig. 2.

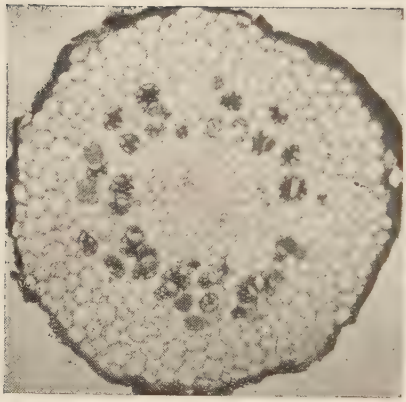

Fig. 3.

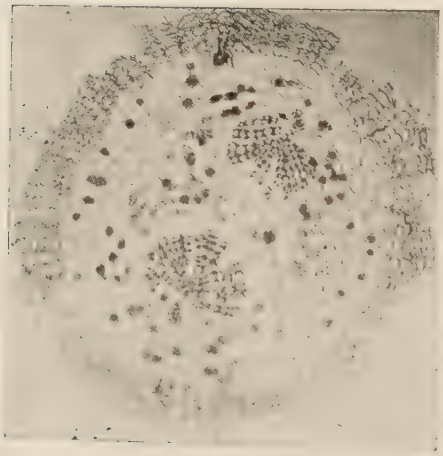

Fig. 5.

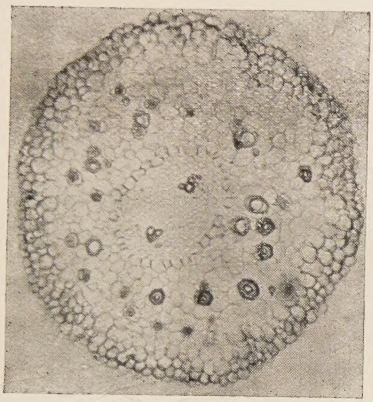

Fig. 6.

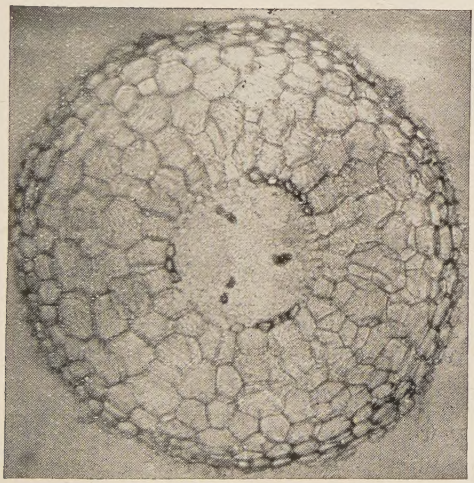

Fig. 8.

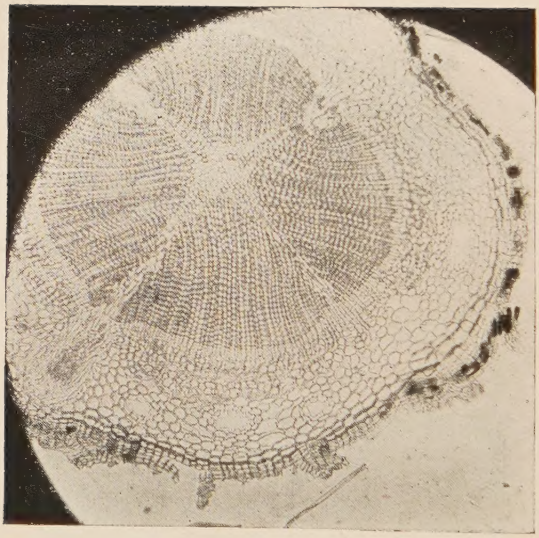

Fig. 9.

Lebenslauf.

Wilhelm Kurt Göhre, preußischer Staatsangehörigkeit und evangelischer Konfession, wurde am 14. März 1891 zu Crossen a. Elster geboren. Nach Absolvierung des Königl. Stiftsgymnasiums zu Zeitz Ostern 1911 widmete er sich an der Universität Göttingen dem mathematischen und naturwissenschaftlichen Studium. Für wissenschaftliche Förderung und Anregung ist er u. a. besonders den Herren Professoren Peter, Berthold, Ehlers, Wallach, Stille, Kötz und Herrn Dr. Nelson zu großem Danke verpflichtet.